Wunderly, Ch. 1957. *Die Immunoelektrophorese in Agar-Gel: Methode und Ergebnisse.* Experientia 13: 421.

— und H. Gloor. 1953. *Versuche zur Charakterisierung der larvalen Blutproteine normaler und letaler Genotypen von Drosophila mittels Papier-Elektrophorese.* Protoplasma 42: 273.

---

## N° 13. **E. Ernst,** Basel. — *Beobachtungen beim Spritzakt der Nasutitermes-Soldaten.* (Mit 1 Textabbildung.)

Schweizerisches Tropeninstitut Basel.

Die Kolonien der Termiten setzen sich aus verschiedenen Kasten zusammen, die entsprechend ihren morphologischen Eigenschaften bestimmte Funktionen innerhalb des Staates ausüben. Die Kaste der Soldaten, welche nur bei der Gattung *Anoplotermes* fehlt, zeichnet sich durch die stärker pigmentierte, dickere und infolgedessen härtere Kopfkapsel, sowie durch die weitgehend umgestalteten Mandibeln aus. Die Form- und Grössenunterschiede der Soldatenköpfe werden als arttypische Merkmale in der Systematik zur Bestimmung herangezogen. Es existieren zwei Haupttypen von Soldaten: Die „Kiefersoldaten", wie sie bei den meisten Termitengruppen vorkommen, tragen zwei kräftig ausgebildete, zangenförmige Mandibeln. Die „Nasensoldaten" besitzen rudimentäre Mandibeln und eine wohlentwickelte Frontaldrüse, welche den ganzen Hinterteil des Kopfes ausfüllt; dieser ist kolbenförmig und mündet in eine sich zuspitzende Kanüle, das sog. Rostrum, aus (siehe Abb.). Diese evoluierten *Nasuti*-Soldaten sind charakteristisch für einige *Nasutitermitinae*-Gattungen (*Nasutitermes*, *Trinervitermes*, *Hospitalitermes* usw.).

Im Rahmen der Arbeitsteilung dienen die Soldaten ausschliesslich zum Schutz und zur Verteidigung des Termitenstaates vor Feinden. Die Hypertrophie oder Atrophie ihrer Mandibeln verunmöglicht den Soldaten jegliche selbständige Nahrungsaufnahme; sie sind somit auf die Fütterung durch die Arbeiter absolut angewiesen. Ihr instinktives Verhalten richtet sich ganz auf die sinnvolle

Verwendung ihrer respektiven Waffen: Mit den Zangen der Kiefersoldaten werden Angreifer totgebissen oder weggeschleudert, während die *Nasuti*-Soldaten ihren Feinden Kopfdrüsenexkret anspritzen.

Dieses eigentümliche Abwehrverhalten der *Nasuti*-Soldaten ist in der Literatur mehrfach beschrieben (Escherich 1911, Bathellier 1927), und auch über den Bau der Frontaldrüsen liegen Angaben vor (Holmgren 1909). Da jedoch über die Chemie des Exkretes bisher nur Vermutungen geäussert wurden, erschien es angezeigt, dieser Frage im Zusammenhang mit Beobachtungen des Verlaufs des individuellen Spritzaktes und der Wirksamkeit des Exkretes auf andere Insekten nachzugehen. Die Untersuchung wurde vor allem durch den Umstand ermöglicht, dass wir in den Zuchten des Schweizerischen Tropeninstitutes u.a. auch tropische *Nasutitermes* in ihren Holzkartonnestern lebend halten [1]. Für die Gewinnung des Kopfexkretes und für die Versuche verwendeten wir Soldaten aus einer sehr aktiven Kolonie, welche im Januar 1957 von der Elfenbeinküste importiert wurde.

## Das Verhalten der Soldaten

Von dem erhöht und in natürlicher Lage aufgestellten Kartonnest aus erreichen die *Nasutitermes* die Nahrungs- und Wasserquellen zunächst auf schmalen, durch Kottropfen markierten Strassen, die jedoch meist in kurzer Zeit zum Schutz gegen Feinde und ungünstige Klimaeinflüsse mit einem Tunnel überdeckt werden. Auch ihre Frasstellen werden jeweilen rasch mit einem niedrigen Dach aus zerkautem Holzmaterial überzogen.

Was im Gegensatz zu andern Termiten hier sofort auffällt, ist die aussergewöhnlich grosse Menge der *Nasuti*-Soldaten. Während bei den Arten mit normalen Soldaten ihr Anteil etwa 5—20% beträgt (bei *Cephalotermes* angeblich sogar nur 1—2‰), dürfte derjenige der *Nasutitermes*-Soldaten etwa 50% ausmachen. Zählungen an den Aussenstellen, wo die Soldaten ja vor allem ihre

---

[1] Diese Arbeit bildet den biologischen Teil einer Gemeinschaftsarbeit mit Dr. H. Schildknecht, Dozent für organische Chemie an der Universität Erlangen, welcher die chemische Analyse des Exkretes übernommen hat. An dieser Stelle möchte ich auch Herrn Prof. R. Geigy für seine wertvollen Anregungen und zuvorkommende Förderung dieser Arbeit herzlichst danken.

Verteidigungsfunktionen ausüben, ergaben einen Anteil von 70-90%.

Vor dem Bau der Lauf- und Frassgalerien übernehmen die Soldaten den Schutz der Arbeiterkolonnen, indem sie sich beiderseits der offenen Wege in einer mehr oder weniger dichten Postenkette aufstellen — ihre Köpfe ständig nach aussen gerichtet, sodass sie jederzeit bereit sind, einen ankommenden Feind abzuwehren. An den Frasstellen nagen die Arbeiter hinter einem oft mehrfachen Kordon von Soldaten, wobei die in der äusserten Reihe stehenden Soldaten ihre Köpfe ebenfalls nach aussen richten und die Antennen dauernd hin und her pendeln lassen.

Mitunter stehen diese Soldaten sehr dicht, sodass sie sich gegenseitig betasten können; bei einer lockeren Postenkette ohne direkte Fühlungnahme orientieren sich die einzelnen Soldaten auch über die Lage in den Zwischenräumen, indem dort von Zeit zu Zeit rekognosziert wird. Die Verhaltensweisen der *Nasuti*-soldaten erwecken dadurch den Eindruck einer scheinbar wohlorganisierten Wache, doch erfolgen die Ablösungen der in der äussersten Verteidigungsreihe stehenden Soldaten ganz unregelmässig. Meistens zieht sich irgendwo ein Wächter unvermittelt zurück und verschwindet im gedeckten Gang; sein Platz bleibt dann vorläufig leer oder wird später gelegentlich von einem andern eingenommen. Manche Soldaten verweilen nur ganz kurzfristig in der vordersten Postenkette. Einzelne Soldaten wurden aber bis zu 2 Stunden an derselben Stelle beobachtet, ehe sie sich wieder zurückzogen.

## Der Verlauf des Spritzaktes

Die *Nasuti*-Soldaten erwiesen sich als sehr leicht erregbar, und zwar auch durch künstliche taktile und geruchliche Stimuli. In diesem Zusammenhang ist es notwendig, zunächst die Begegnungen mit den eigenen Nestgenossen zu verfolgen. Die augenlosen Arbeiter und Soldaten rennen ja einfach einer Wegspur nach und stossen ständig mit anderen zusammen. Nach kurzem Antennenkontakt zieht jeder seine Wege und es unterbleibt eine wahrnehmbare Erregung, weil alle mit dem nesteigenen Geruch behaftet sind.

Ganz anders ist es, wenn mechanische Erschütterungen, ein feiner Luftzug oder fremde geruchliche Reize (Feinde, Alkohol,

Aether) auf die Sodaten treffen. Befindet sich die Reizquelle in einer Entfernung von mehr als 1½—2 cm, so äussert sich die Erregung in einer ungerichteten Reaktion, d.h. in vermehrtem Rekognoszieren oder rascherem Laufen. Beim Antreffen des nächsten Nestgenossen wird die Erregung auch auf diesen und auf



Die *Nasutitermes*-Soldaten haben die eingedrungene stummelflüglige *Drosophila* umstellt und richten ihre Köpfe auf die Fliege, die bereits angespritzt wurde. Ein Exkretfaden ist längs über dem Thorax sichtbar und die Tarsen der Hinterbeine sind verklebt.

weitere übertragen. Bei den Arbeitern löst dieser „Alarm" eine allgemeine Flucht aus, dagegen fliehen die Soldaten erst infolge stärkerer Reize. Wird die Erregung durch solche aufs äusserste gesteigert, so kann es zu einer eigentlichen (Übersprungreaktion kommen, wobei ziellos (also auch auf eigene Nestgenossen) Exkret ausgespritzt wird.

Befindet sich die geruchliche Reizquelle oder ein Feind näher als 1½ cm, so treten bei den meisten Soldaten deutlich gerichtete Reaktionen auf, indem sie mit abwehrbereiten Köpfen Front

machen gegen den Feind, welcher regelrecht umzingelt wird (Abb.).

Durch ihre Grösse und Aktivität erwies sich die stummelflüglige Mutation von *Drosophila melanogaster* als besonders geeignet für diese Verhaltensstudien. Die Soldaten führen keine ungestümen Angriffe auf eine einmal umstellte Fliege aus. Sie verhalten sich eher passiv und warten mit pendelnden Antennen die nächsten Bewegungen der Fliege ab. Wenn sie aber auf den Feind zugehen, so marschieren sie meistens ziemlich langsam, als ob es sich um einen Erkundungsgang handle.

Während eine saubere Pinzette ziemlich nahe an die Soldaten hingehalten werden muss, bis sie bemerkt wird, werden diese durch eine eben bespritzte Pinzette viel leichter erregt, ja sogar zur Exkretabgabe veranlasst. Daraus kann geschlossen werden, dass das von einem Soldaten bereits auf einen Feind gespritzte Exkret durch seinen Geruch andere Soldaten alarmiert.

Vermutlich sind die geruchlichen Faktoren allein für die Exkretabgabe verantwortlich, denn sobald eine gewisse Distanz zum Feind unterschritten wird, presst der Soldat sein Kopfexkret aus. Es steht fest, dass der direkte Kontakt, wenn er auch öfters zustande kommt, nicht erforderlich ist. Die kritische Distanz (von Antennenspitze bis Feind) scheint zwischen 1—2 mm zu liegen, bei welcher Nähe die meisten *Drosophila* angespritzt wurden.

Da der eigentliche Spritzakt der *Nasutitermes*-Soldaten in wenigen Sekundenbruchteilen sich abspielt, kontrollierten wir unsere Beobachtungen mit Hilfe eines Zeitdehnerfilmes (300 Bilder/Sekunde) [1]. Dieser bestätigte, dass der Spritzakt normalerweise wie folgt abläuft: Nach dem Erreichen der eben erwähnten kritischen Distanz stösst der Soldat mit dem Kopf zunächst rasch nach vorn (die Beine können dabei auf der Unterlage stehen bleiben). Gleichzeitig wird das Exkret durch dorsoventrale Kopfmuskeln aus der Drüse in den engen Ausführkanal gepresst und tritt als feiner Strahl zur rostralen Oeffnung heraus auf den Fliegenpanzer. Sofort zieht der Soldat seinen Kopf wieder zurück und

---

[1] Diese Filmaufnahmen wurden ermöglicht durch Vermittlung der Schweiz. Gemeinschaft für den Hochschul- und Forschungsfilm dank einer Zuwendung der „Fritz Hoffmann-La Roche-Stiftung zur Förderung wissenschaftlicher Arbeitsgemeinschaften in der Schweiz“, welche hiemit bestens verdankt wird.

streift dann das Ende des viskösen Fadens an der Unterlage ab, wobei er noch weiter zurückweicht. Nach der Befreiung vom Faden setzt sich der Soldat meistens ganz vom Feinde ab. Bisher konnte nie beobachtet werden, dass ein Soldat ein zweites Mal spritzt, wozu er unmittelbar auch kaum in der Lage wäre, da die Exkretreserve aufgebraucht ist.

Der Zeitdehnerfilm brachte noch einen weiteren Spritzmodus zu Tage: So schleuderte ein Soldat sein Exkret mit mehreren seitlichen Kopfwendungen gegen eine etwas weiter entfernte Fliege, die auf diese Weise fast vollständig vom Faden überdeckt wurde.

## Die Wirkung des Exkretes

Natürlich können die Termitensoldaten gegen wesentlich grössere Tiere nicht viel ausrichten. Bekanntlich sind aber die Ameisen ihre ärgsten Feinde, und gegen diese besitzen sie wirksame Waffen, vor allem dann, wenn der Kampf in den engen Galerien des Nestes ausgefochten wird.

Uns interessierte hier vor allem die Frage der Wirkungsweise des *Nasuti*-Exkretes. Einzeln in eine grössere Soldatenpopulation verbrachte Feinde (Ameisen, *Drosophila*, andere Termitenarten) wurden jeweilen sofort angespritzt und gingen in kurzer Zeit ein. Nahm man die Versuchstiere rechtzeitig wieder heraus, sodass sie nur wenig bespritzt wurden, oder sorgte man durch künstliches Bespritzen dafür, dass nur die Extremitäten mit dem Exkret in Berührung kamen, so waren die Tiere nur vorübergehend behindert, sie konnten sich wieder reinigen und die Sterblichkeit blieb klein. Sobald jedoch das Exkret grössere Körperflächen bedeckte oder die Stigmen verstopfte, erhöhte sich die Sterblichkeit. Frassversuche mit exkretgetränktem Filtrierpapier zeigten bei *Kalotermes*, dass das in den Darmtrakt aufgenommene Exkret nicht toxisch wirkte.

Die bisherigen Versuche deuten somit auf eine mechanische Klebwirkung hin, wofür schon die viskös-harzige Natur des Exkretes spricht. Das getroffene Insekt versucht, sich zu putzen und beschmiert sich dabei mehr und mehr; auch seine Gliedmassen verkleben schliesslich völlig (siehe Abb.). Eine insektizide Wirkung

ist damit jedoch noch nicht ausgeschlossen. Die Resultate der chemischen Analysen müssen uns da weitere Anhaltspunkte geben.

## LITERATUR

BATHELLIER, J. 1927. *Contribution à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indochine.* Faune des Colonies françaises. Paris.

ESCHERICH, K. 1911. *Termitenleben auf Ceylon.* Fischer, Jena.

HOLMGREN, N. 1909. *Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen.* Kungl. Svend. Vet. Akad. Handl. 44, Nr. 3.

---

## N° 14. **Ilse Faulhaber** und **Pierre Tardent,** Zürich und Neapel. — Das Verhalten der freien Aminosäuren im Verlauf der normalen und gehemmten Regeneration bei *Tubularia* [1]. (Mit 3 Textabbildungen.)

Zool. Inst. Univ. Zürich; Stazione Zoologica Napoli.

### EINLEITUNG

Der Stielteil (Hydrocaulus) von *Tubularia larynx* regeneriert das Apicalorgan (Hydranth) in der Regel innerhalb von 24—36 Stunden, nachdem dieses entweder spontan abgeworfen oder operativ entfernt wurde (TARDENT und TARDENT 1956). Wie schon in früheren Arbeiten dargestellt (TARDENT 1955, 1956; TARDENT und EYMANN, 1959), enthält der Hydranth einen noch unbekannten Stoff, der den experimentell ausgelösten Neubildungsvorgang total oder partiell hemmt (ROSE und ROSE 1941, STEINBERG 1954, TWEEDELL 1958).

[1] Diese Arbeit wurde durch eine grosszügige Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht. Den Herren Prof. F. E. Lehmann und Dr. P. Chen sind wir für die Durchsicht des Manuskripts zu Dank verpflichtet.